— OMAGGIO —

Istituto di Zoologia e di Anatomia e Fisiologia comparate
della R. Università di Cagliari
diretto dal Prof. ERMANNO GIGLIO-TOS

Dott. ERMANNO GIGLIO-TOS

A 227

L'eredità
e le leggi razionali dell'ibridismo

TORINO
CARLO CLAUSEN (HANS RINCK Succ.)
Libraio delle LL. MM. il Re e la Regina
—
1908

« *Biologica* » Vol. II — N. 10

Istituto di Zoologia e di Anatomia e Fisiologia comparate della R Università di Cagliari
diretto dal Prof. Ermanno Giglio-Tos

Dott. **Ermanno GIGLIO-TOS**

L'EREDITÀ
E
LE LEGGI RAZIONALI DELL'IBRIDISMO

Egregio Collega,

La mia interpretazione dei fenomeni vitali, di cui gettai le basi fin dal 1899 e che successivamente esposi in alcune mie pubblicazioni [1]*, mi ha condotto alla deduzione di alcune* **leggi razionali dell'ibridismo** *che sono assai interessanti e che permettono di essere verificate mediante gli esperimenti con una precisione matematica.*

Io le chiamo « **leggi razionali** » *appunto perchè non sono dedotte dall'esperimento, ma sono invece una conseguenza logica, naturale ed inevitabile della mia interpretazione.*

Nell'interesse della Biologia prego pertanto Lei, egregio Collega, di voler verificare, se queste leggi razionali dell'ibridismo, che io esporrò nelle pagine seguenti, vengano o no confermate dagli esperimenti che Ella ha fatto o vorrà fare, con-

---

(1) Giglio-Tos E. — Les Problèmes de la Vie — Ie Partie: La substance vivante et la cytodiérèse. 1899. — IIe Partie: L'ontogénèse et ses problèmes. 1903. — IIIe Partie: La fécondation et l'hérédité 1904.

La 4.ª parte, di cui la presente nota è uno stralcio del capitolo III, è in preparazione e vedrà la luce, come spero, nell'anno venturo 1909.

tribuendo così alla soluzione di uno dei più importanti problemi della Biologia.

Quali che sieno i risultati che Ella otterrà dai suoi esperimenti, favorevoli o contrarii alle leggi qui esposte, io Le sarò grato, egregio Collega, se vorrà renderli pubblici, e sarò poi molto onorato se Ella, a tale scopo, vorrà servirsi di questo periodico « Biologica » *che ho l'onore di dirigere e che metto perciò a sua disposizione.*

I.

L'eredità e la riproduzione

Per ben comprendere come queste leggi razionali dell'ibridismo sieno una conseguenza logica e inevitabile della mia interpretazione è necessario che io esponga succintamente quali sono le basi di questa.

Secondo la mia interpretazione adunque i caratteri somatici degli organismi dipendono dalla costituzione chimica del bioplasma delle cellule che li formano, costituzione chimica che va via via trasformandosi e differenziandosi, a mano a mano che lo sviluppo ontogenetico prosegue. Per cui, se tale cellula si differenzia, a mo' d'esempio, in una fibra muscolare, si è perchè il suo bioplasma ha assunto una costituzione chimica tale che lo porta a secernere quella sostanza contrattile caratteristica della fibra muscolare: se tal'altra cellula si differenzia in una cellula nervosa, si è perchè la costituzione chimica del suo bioplasma si è trasformata in modo da produrre quelle formazioni e quelle sostanze speciali caratteristiche della cellula nervosa.

Come queste trasformazioni possano avvenire durante lo sviluppo ontogenetico, io ho esposto nella seconda parte del mio lavoro sopracitato; ma questo per ora non ci riguarda. Ciò che invece nel presente caso ha per noi la massima importanza è di ammettere solamente, che i caratteri dell'organismo derivino dalla costituzione chimica delle sue cellule e quindi, in ultima analisi, dalla costituzione chimica del bioplasma del germe o dell'uovo, cellula primitiva da cui derivano

tutte le altre. A questo principio fondamentale io non credo che, nello stato attuale delle nostre cognizioni biologiche, nessuno voglia opporsi.

Ciò premesso, ecco in qual modo interpreto la riproduzione e l'eredità.

Supponiamo che un germe qualsiasi abbia una costituzione chimica del suo bioplasma che noi segniamo complessivamente con *a*, e che lo sviluppo di questo germe dia origine ad un essere con caratteri somatici suoi proprii che chiamiamo *x*. È evidente che, se questo essere potrà a sua volta riprodurre delle cellule il cui bioplasma sia identico ad *a*, queste con il loro sviluppo daranno origine senza dubbio ad altrettanti individui identici ad *x*, purchè identiche sieno state le condizioni dello sviluppo. Noi diremo allora che questi nuovi esseri hanno ereditato dal loro progenitore i suoi caratteri somatici.

Interpretato in tal modo questo fenomeno biologico, che pare tanto misterioso e proprio esclusivamente degli esseri viventi, passa invece nel campo generale di tutti i fenomeni della materia, dove, dato che un corpo, in determinate condizioni, dia luogo ad un fenomeno qualsiasi, lo stesso fenomeno si ripeterà, se lo stesso corpo o un corpo identico verrà posto a sua volta in condizioni identiche.

Spiegare l'eredità degli organismi si riduce dunque a spiegare in qual modo un organismo derivato da un germe possa a sua volta rigenerare altri germi identici o uguali a questo.

Ora ecco in qual modo si può dar ragione di questa rigenerazione o riproduzione di germi, secondo la mia interpretazione.

Riduciamo la cosa alla sua più semplice espressione e supponiamo che il germe sia costituito di una sola molecola *a*. Se questa molecola, dopo una serie di trasformazioni chimiche diventerà *m* e questa potrà scindersi in due molecole *a*, evidentemente il germe sarà così riprodotto. Come queste trasformazioni chimiche, caratteristiche dell'assimilazione, e come questo sdoppiamento possa avvenire, io ho da molti anni dimostrato con un esempio concreto, tolto dai composti orga-

nici della materia bruta, riconducendo per tal modo i fenomeni dell'assimilazione e della riproduzione, che fin allora si credevano proprii esclusivamente dei viventi, nella categoria generale dei fenomeni chimici.

Si capisce di leggieri come, ciò che diciamo per un germe costituito di una sola molecola, noi lo possiamo estendere a tutti gli altri germi formati di un numero qualsiasi di molecole. Così, dato un germe *A*, formato dalle molecole *a, b, c, d, e, . . .* esso potrà rigenerarsi integralmente se noi supponiamo che queste molecole, dopo una serie di trasformazioni chimiche dovute all'assimilazione, arrivino ad una costituzione chimica *m, n, o, p, q, . . .* in seguito alla quale si sdoppino ognuna in *2 a, 2 b, 2 c, 2 d, 2 e, . . .* poichè, in tal caso, il loro sdoppiamento e la loro successiva aggregazione uguale alla primitiva porteranno alla formazione di due germi identici al germe originario *A*.

Se questo avviene, la rigenerazione del germe sarà completa; il che precisamente si verifica nei casi di riproduzione asessuale o partenogenetica. Ma naturalmente non sono questi i casi che ci possano interessare nella presente quistione.

Noi dobbiamo invece considerare quei fatti, in cui la riproduzione ha luogo per sessi, cioè per fecondazione o per coniugazione, in cui insomma il germe è costituito dall'unione di due gameti.

In questo caso le molecole del bioplasma del germe, o biomolecole come io le chiamo per maggior brevità, saranno naturalmente di due sorta, cioè le une provenienti da un gamete e le altre dall'altro gamete, e quindi, in linea generale, le une maschili e le altre femminili, che potremo indicare complessivamente con ♂ A e ♀ B. Il germe risultante dall'unione di questi due gameti, l'novo fecondato insomma, sarà dunque costituito da ♂ A B ♀.

Qui due casi sono possibili: o l'organismo nato dal germe ♂ A B ♀ è capace di rigenerare *tutte* le biomolecole che lo formano, e in tal caso ha luogo la partenogenesi che non ci riguarda: oppure esso non ha questa facoltà.

In questo secondo caso è evidente che, se la rigenerazione completa di *tutte* le biomolecole non è possibile, non

è escluso che esse si possano rigenerare almeno *in parte*. Ed è su questo principio che io baso la mia interpretazione della sessualità, della maturazione delle cellule sessuali e della fecondazione, che io tenterò di esporre succintamente, essendo essa indispensabile per l'esatta comprensione delle leggi che dedurremo.

Io suppongo che, se la rigenerazione di *tutte* le biomolecole di un germe non è possibile per ragioni intrinseche od estrinseche, sia però possibile la rigenerazione di una metà di esse, e ciò senza fare nessuna ipotesi che vada al di là di quanto la scienza positiva ci permette, anzi ricorrendo ad un fenomeno chimico semplicissimo.

La rigenerazione delle biomolecole si riduce in ultima analisi ad un fenomeno di assimilazione, per cui ogni molecola deve aggiungere a se stessa tanti atomi degli stessi elementi che la formano fino ad averne un numero doppio, dopo di che solamente potrà sdoppiarsi in due biomolecole uguali alla primitiva. Ora questo fenomeno, puramente chimico, può compiersi per effetto delle sostanze nutrienti, ma può anche darsi che queste non sieno sufficienti. In tal caso le biomolecole stesse del bioplasma possono funzionare a loro volta come sostanze nutrienti rispetto alle altre.

Ritorniamo al nostro esempio concreto e supponiamo un uovo, in cui ♂ A rappresenti le biomolecole provenienti dal gamete maschile e ♀ B quelle del gamete femminile.

Trascuriamo per ora le trasformazioni che queste biomolecole subiranno nella serie delle cellule somatiche, producenti poi i varî differenziamenti caratteristici e quindi i caratteri somatici dell'individuo che nascerà da quest'uovo e limitiamoci ad esaminare invece la serie delle cellule genetiche.

Io suppongo, contrariamente a quanto W e i s m a n n sostiene con la continuità del plasma germinativo, che queste biomolecole non rimangano sempre uguali a se stesse nelle varie generazioni successive di queste cellule, ma che esse invece si trasformino chimicamente, così che le biomolecole AB si trasformeranno nelle successive divisioni in $A' B'$, $A'' B''$.... ecc., pur mantenendo sempre la loro individua-

lità primitiva. Ognuna delle cellule genetiche derivate da queste generazioni conterrà dunque sempre tante biomolecole maschili e tante biomolecole femminili quante erano nel germe primitivo, sebbene di costituzione chimica differente dalla primitiva.

Ciò premesso, consideriamo ora l'ultima generazione di queste cellule, cioè le gonadi, e supponiamo che in queste le biomolecole abbiano raggiunto una costituzione chimica che indico con M per quelle maschili e con N per quelle femminili: ♂ M ♀ N, e questa costituzione sia raggiunta al termine del loro periodo di assimilazione, quando cioè sta per iniziarsi la prima citodieresi di maturazione, anzi, per rendere più concrete le nostre idee, supponiamo di considerare uno spermatocito di primo ordine.

In questo istante dunque M e N avranno raggiunto, per effetto dell'assimilazione, una costituzione tale che il numero dei loro atomi sarà press'a poco uguale al doppio di A o al doppio di B. Se il loro sdoppiamento in A e B contemporaneamente fosse possibile, si otterrebbero 2 A e 2 B e quindi due germi uguali al primitivo, ma poichè, per ipotesi, noi escludiamo questa possibilità, dobbiamo supporre che questo sdoppiamento non avvenga, e considerare in qual modo possa tuttavia aver luogo la rigenerazione del germe, senza di che la riproduzione non potrebbe avvenire.

Io suppongo allora che la costituzione di M sia tale che possa addizionarsi con N. Si tratta, come ognuno vede, di un semplice fenomeno chimico di addizione di due molecole, fenomeno da me designato col nome di *addizione biomolecolare,* della massima semplicità, ma di una portata immensa, come vedremo, per le conseguenze che ne deriveranno, e che ci permette di spiegare l'origine della sessualità, della maturazione delle cellule sessuali, dei fenomeni della sinapsi, della formazione delle tetradi, della riduzione del numero dei cromosomi e della necessità della fecondazione. Tutte spiegazioni, come ci persuaderemo, che sgorgano spontanee, semplici, logiche da questo solo fenomeno chimico che noi introduciamo come ipotesi.

Per renderci più esatto conto di quanto dobbiamo dire, diamo a queste biomolecole un valore numerico che indichi

il numero degli atomi che le compongono, notando tuttavia che, se il numero degli atomi è una qualità necessaria per definire una molecola, non è tuttavia sufficiente, perchè uno dei fattori principali di essa è anche la disposizione reciproca, l'aggruppamento di questi atomi. Ma, per ridurre l'esempio ad una maggiore semplicità, trascureremo in questo caso quest'ultimo carattere, sebbene importante e ci limiteremo a considerare solamente il numero degli atomi.

Supponiamo dunque che il numero di atomi di una delle molecole del gamete maschile A sia 10 e quello di una del gamete femminile B sia 15, e che queste biomolecole, per effetto dell'assimilazione, abbiano aggiunto a se stesse tanti atomi da arrivare, quando la gonade ha la costituzione ♂ MN ♀, ossia nella sinapsi che precede la prima divisione di maturazione, ad avere rispettivamente un numero di atomi ♂ 16 e ♀ 24.

È evidente che, se ambedue queste biomolecole dovessero rigenerarne per sdoppiamento due altre uguali a quella del germe primitivo, che abbiamo supposto di ♂ 10 e di ♀ 15 atomi, la prima, invece che 16, dovrebbe presentare 20 atomi ($10 + 10 = 20$) e la seconda 30 atomi invece che 24 ($15 + 15 = 30$).

Ma se, come noi supponiamo, avviene in quell'istante l'addizione delle due biomolecole si otterrà una biomolecola unica con 40 atomi ($16 + 24 = 40$), la quale equivale precisamente al quadruplo della biomolecola maschile di A. Questa biomolecola potrà dunque, con due successivi sdoppiamenti, dare origine a 4 biomolecole uguali alla biomolecola primitiva 10 ($4 \times 10 = 40$).

Ripetendo ora lo stesso ragionamento per tutte le biomolecole del germe, si può facilmente dimostrare che nello stesso modo potranno rigenerarsi tutte le altre biomolecole maschili del gamete A, e quindi che potrà essere rigenerato tutto il gamete A, ma che nel tempo stesso questo sarà rappresentato, dopo questa rigenerazione, non da 2 A solamente, bensì da 4 A.

Dunque, in seguito all'addizione biomolecolare, nel caso che ora abbiamo considerato, sarebbe possibile la rigenerazione delle biomolecole maschili del germe primitivo,

cioè di tutto il gamete A che entrava, come abbiamo supposto, nella sua costituzione originaria.

Ora, poichè tale germe ♂ AB ♀, da cui è derivato l'organismo che noi abbiamo finora considerato, conteneva anche le biomolecole femminili B, è evidente che la rigenerazione del gamete A non sarà sufficiente per dar luogo ad un altro individuo uguale al primo, poichè mancheranno ancora alla sua ricostituzione integrale tutte le biomolecole del gamete B. È dunque necessario che anche queste si rigenerino, se si vuole che, con la loro unione con quelle di A, si ricostituisca integralmente il germe primitivo AB.

Non ci resta adunque che supporre per B un fenomeno analogo a quello che abbiamo supposto per A, cioè che l'addizione biomolecolare possa anche dare origine a 4 B.

Ma, poichè noi ammettiamo implicitamente che A e B siano diversi e per la struttura delle loro biomolecole e per il numero dei loro atomi, è chiaro che, per arrivare a rigenerare, addizionandosi, le biomolecole femminili, le biomolecole del germe dovranno raggiungere una costituzione definitiva diversa da quella supposta nel primo caso, e quindi che dovranno anche seguire, durante le varie generazioni delle cellule, trasformazioni chimiche differenti dalle prime. Di qui la necessità di due sorta di trasformazioni biomolecolari, di due sorta di preparazioni e di maturazioni, l'una che termina con la rigenerazione delle biomolecole maschili, l'altra con quella delle biomolecole femminili. Chiameremo queste due sorta di preparazioni e di maturazioni sessuali, la prima maschile e la seconda femminile, e, se noi indichiamo con ♂ M′ N′ ♀ le strutture delle biomolecole al termine della preparazione e maturazione femminile potremo indicare i due fenomeni con lo schema seguente:

♂ A B ♀ . . . . . ♂ M + N ♀ = 4 A ♂
♂ A B ♀ . . . . . ♂ M′ + N′ ♀ = 4 B ♀

Di qui, come si vede, l'origine dei due sessi, e della sessualità, e quindi la necessità della fecondazione, cioè dell'unione di un gamete di un sesso con quello dell'altro

per ricostituire integralmente un germe uguale al primitivo.

Del resto questa interpretazione ci permette anche di spiegare in modo facile e naturale tutti quegli intimi e in apparenza complessi fenomeni che caratterizzano la maturazione delle cellule sessuali.

L'addizione biomolecolare porta di necessità ad una fusione intima delle particelle della cellula, dei biomori, come io le designo, ed ecco per tal modo spiegata quella fusione dei cromioli della cromatina che Strassburger, Allen ed altri hanno osservato nei primi istanti della sinapsi.

In seguito all'addizione biomolecolare, metà delle biomolecole scompaiono e perciò, se noi ci riferiamo ai cromosomi, ecco spiegato perchè il loro numero si riduca a metà del normale.

I due sdoppiamenti successivi all'addizione biomolecolare, portano, come abbiamo dimostrato, alla formazione di 4 biomolecole uguali alla primitiva e quindi nei cromosomi a 4 cromosomi, onde la formazione delle tetradi, e perciò, secondo la mia interpretazione della citodieresi, alle due divisioni successive.

La spiegazione di tutti questi fenomeni, finora inesplicabili, con una ipotesi sola e semplicissima è certo cosa che milita in favore della mia interpretazione. Tuttavia io mi voglio qui limitare ad attrarre l'attenzione dei Biologi sulle conseguenze inevitabili riguardanti l'eredità e l'ibridismo.

Il principio su cui noi basiamo l'eredità degli organismi è dunque questo: dato un germe AB che, in determinate condizioni, produca un dato organismo con i caretteri somatici X, un altro germe identico al primo, nelle stesse condizioni, produrrà un altro organismo identico al primo nei suoi caratteri somatici. E questa rigenerazione di un germe identico al primo, si ottiene, come abbiamo visto, con l'addizione biomolecolare, nelle due diverse preparazioni sessuali.

Ciò posto, supponiamo che in luogo di B entri nella formazione del germe un altro gamete B. Il germe sarà allora formato da A B', e perciò, sviluppandosi, darà un organismo che invece dei caratteri somatici X ne presenterà

altri un po' differenti, per esempio X'. Un fatto analogo avverrà, se si sostituirà il gamete A con un altro gamete A'. I caratteri somatici riveleranno dunque in una certa misura la differenza nella costituzione intima dei due germi, costituzione che per questo solo mezzo ci sarà possibile di conoscere.

Ma non basta.

Le biomolecole delle cellule genetiche seguiranno dunque le loro caratteristiche trasformazioni in senso maschile e femminile per giungere fino all'addizione biomolecolare; perciò, se quelle di ♂ A B ♀ si trasformavano, come abbiam supposto, in ♂ M N ♀, quelle del germe ♂ A B' ♀ si trasformeranno in ♂ M N'' ♀ e quindi l'addizione biomolecolare di queste (M + N') non potrà dare per risultato 4 A, ma darà invece 4 A'', vale a dire un gamete, fondamentalmente uguale al primo, ma tuttavia qualche po' differente, e questa differenza dipenderà dall'avvenuta addizione biomolecolare, nella quale un po' dei caratteri di B si trasmetterà ad A.

Questa conseguenza, logica, naturale, inevitabile della mia interpretazione è della massima importanza, perchè ci servirà per darci ragione di alcuni fenomeni osservati nell'ibridismo e che sono inconciliabili e inspiegabili con la teoria, ora in voga, della separazione dei cromosomi nella formazione dei gameti.

Non mi fermerò qui a dimostrare, ciò che mi sarebbe assai facile, come, partendo dalla mia interpretazione, si spieghi molto semplicemente e razionalmente perchè non sia possibile l'incrocio tra specie lontane e perchè gli ibridi sieno talora infecondi. Mi limiterò qui, prima di passare alle leggi dell'ibridismo, a considerare solamente un fenomeno che può portare nell'ibridismo a risultati interessanti e che è conseguenza diretta del modo con cui avviene, secondo la nostra interpretazione, la maturazione delle cellule sessuali.

Ammesso quanto prima ho detto, che cioè l'addizione biomolecolare sia la causa prima di tutti gli altri fenomeni, ne seguirà, se essa veramente esiste, che ogni biomolecola di uno dei gameti deve avere la sua corrispondente nell'altro gamete e quindi che ogni biomolecola maschile ha la sua

corrispondente femminile, con la quale dovrà addizionarsi per rigenerare se stessa, e reciprocamente.

Consideriamo per esempio i cromosomi, giacchè si tratta di parti cellulari ben visibili e che possono perciò essere oggetto di confronto, e supponiamo che si uniscano due gameti con un numero differente di cromosomi, precisamente come Rosenberg [1] osservò nell'incrocio di *Drosera rotundifolia* con *Drosera longifolia*. La 1ª di queste specie ha 20 cromosomi; la 2ª ne ha 40. I gameti della prima avranno dunque 10 cromosomi e 20 quelli della seconda. L'ibrido deriverà dunque da un germe con 30 cromosomi e le cellule sessuali di quest'ibrido dovranno presentare 30 cromosomi, come di fatto Rosenberg ha potuto constatare.

Ma, se è vera la nostra interpretazione, i 10 cromosomi di *Drosera rotundifolia* troveranno bensì i loro corrispondenti in 10 dei 20 cromosomi di *Drosera longifolia*, ma gli altri 10 cromosomi di questa specie saranno senza corrisp ndenti. Ciò equivale a dire che mancheranno le biomolecole con le quali le biomolecole di essi dovrebbero addizionarsi per poter rigenerarsi. Ne seguirà quindi che l'addizione biomolecolare si potrà fare solamente tra 10 cromosomi e sarà impossibile negli altri 10, quindi, conseguenza inevitabile, di quei primi 10 cromosomi compariranno le tetradi, ma gli altri 10 non potranno rigenerarsi. Nella maturazione delle cellule sessuali si vedranno dunque 10 tedradi e 10 cromosomi semplici. Ciò coincide esattamente con quanto Rosenberg ha constatato di fatto.

Chè se invece nella formazione dei gameti avvenisse solo una semplice separazione dei cromosomi, come molti pretendono, dei quattro gameti due dovrebbero presentare 10 cromosomi e due altri 20. Se ciò non avviene, è segno evidente che la maturazione delle cellule sessuali consiste in qualche cosa di più intimo e di più interessante che non

---

(1) Rosenberg O. — Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze, in: *Ber. deut. bot. Gesells.* Bd. XXI — 1903 — pp. 110-119.

Id: — Ueber die Tetradenteilung einer Drosera — Bastardes, in: ibidem — Bd. XXII — 1904 — pp. 47-53.

la semplice separazione dei cromosomi: è segno insomma che la rigenerazione di questi non è possibile senza la presenza di cromosomi corrispondenti dell'altro sesso.

Riservandoci di ritornare più tardi su questo esempio onde illustrare le conseguenze ulteriori dell' ibridismo tra due specie nelle condizioni ora descritte, passeremo ora a considerare le vere leggi dell'ibridismo, nel caso ben inteso che i suoi risultati sieno positivi.

II.

Le leggi razionali dell'ibridismo.

Ibridi della 1.ª generazione.

Consideriamo dunque due specie R S, i cui caratteri somatici noi indicheremo complessivamente con *r s*, e supponiamo che l'incrocio fra queste due specie sia reciproco, cioè che il maschio di R possa fecondare la femmina di S e reciprocamente che il maschio di S possa fecondare la femmina di R dando in tal modo origine a due prodotti che chiameremo ibridi reciproci.

Secondo la nostra interpretazione i cromosomi dei due sessi, e quindi i gameti, sono di costituzione chimica differente, quindi indicheremo con ♂ A, ♀ B i gameti rispettivi della specie R e con ♂ C, ♀ D quelle della specie S. Ma poichè questi gameti, pur essendo differenti, appartengono però alla stessa specie e quindi hanno in comune i suoi caratteri li rappresenteremo in questo modo:

per R	per S
♂ A^r ♀ B^r	♂ C^s ♀ D^s

L'incrocio delle due specie potrà dunque avvenire tra ♂ A^r D^s ♀ e tra ♂ C^s B^r ♀, dall'unione dei quali gameti deriveranno due ibridi di 1.ª generazione reciproci che, seguendo la nomenclatura di Bateson, indicheremo con F_1.

Dobbiamo osservare fin d'ora che, dati i principî della

nostra interpretazione, questi due ibridi non sono uguali, perchè non sono uguali i loro germi, come ben si vede. Di questa differenza sostanziale non si tiene il dovuto conto negli esperimenti sull'ibridismo che vanno moltiplicandosi in questi giorni, eppure essa non è, come vedremo, trascurabile e che esista realmente ne abbiamo esempi parecchi fra cui il più noto è quello del mulo, ibrido dell'asino e della cavalla, ben differente dal bardotto, ibrido del cavallo e dell'asina.

Converrà dunque distinguere i due idridi suddetti segnando il modo con cui si sono ottenuti. Segneremo perciò con F_1^{rs} l'ibrido derivato dall'unione dei gameti ♂ $A^r D^s$ ♀, cioè del maschio della specie R con la femmina della specie S e con F_1^{sr} l'ibrido suo reciproco, derivato dall'unione dei gameti ♂ $C^s B^r$ ♀, cioè dall'incrocio del maschio di S con la femmina di R.

Quali saranno i caratteri di questi ibridi di 1.ª generazione?

Dare a questo proposito una legge generale non è possibile; tuttavia si può dire in linea di massima che essi presenteranno una miscela dei caratteri delle specie. È però bene intendersi chiaramente a questo proposito.

Chiunque abbia avuto occasione di esaminare ibridi, avrà potuto constatare, che la manifestazione dei caratteri dei parenti ha luogo il più delle volte in misura diversa nelle varie parti del corpo, anche in uno stesso individuo. Un ibrido di due piante può, per esempio, presentare nei suoi fiori una miscela dei caratteri dei genitori e invece mostrare nelle foglie una prevalenza dei caratteri maschili o femminili. Lo stesso ibrido di due specie animali può avere, per esempio, nelle forme del suo corpo una miscela dei caratteri delle due specie, e nel tempo stesso una prevalenza dei caratteri dell'una nella colorazione e una prevalenza di quelli dell'altra specie in qualche altra parte.

Non mi sarebbe difficile il mostrare che, con la mia interpretazione del differenziamento ontogenetico, questi fatti sono spiegabili, o per lo meno non urtano con i suoi principî. Ma per amore di brevità io non mi fermerò su questo punto,

tanto più che esso non ha per la nostra quistione alcun interesse.

Di fatto, le conclusioni che noi stiamo per dedurre si devono intendere sempre riferite ad un carattere determinato, qualunque esso sia, il quale deve servire come termine di confronto per verificare le leggi razionali. Noi non indagheremo dunque perchè un carattere sia dominante o recessivo, ma ci limiteremo a constatare il fatto, e, questo ammesso, vederne le conseguenze inevitabili secondo le nostre leggi.

Io credo tuttavia opportuno, a proposito dei caratteri dominanti o recessivi, premettere alcune osservazioni che non mi paiono senza importanza.

Io non voglio negare in modo assoluto che talvolta il carattere di una specie sia veramente dominante, cioè sopraffaccia o soffochi quello dell'altra specie, ma intendo solo di far notare, come, in molti casi, noi siamo indotti in errore nel giudicare di una simile predominanza, semplicemente perchè non possediamo i mezzi adatti per misurare il valore esatto di certi caratteri.

Noi constatiamo, per esempio, che il color rosso di certi fiori è dominante su quello bianco; che la pigmentazione nera o grigia è dominante sull'albinismo; che la presenza di peli è dominante sulla nudità della pelle e via di seguito. Ma tutto ciò può essere semplicemente un'apparenza, mentre in realtà i caratteri dell'una e dell'altra hanno uguale potenza.

Mi si permetta un esempio che, per quanto grossolano, servirà a spiegare meglio il mio concetto.

Mescoliamo parti uguali di vino e di acqua. Il colore della miscela non sarà certo quello dell'acqua, ma il color rosso del vino. Mescoliamo acqua e inchiostro di china in parti uguali, e la miscela presenterà il color nero dell'inchiostro di china. Noi diremo allora che il color del vino e dell'inchiostro di china sono dominanti su quello dell'acqua, ma in realtà non si tratterà che di un'apparenza, perchè, se misurassimo esattamente il colore della miscela, vedremmo che esso è intermedio tra il color dell'acqua e quello del vino o dell'inchiostro di china, cioè sarà pur

sempre rosso o nero, ma di una intensità minore che quello del vino o dell'inchiostro di china puri.

Ora io credo che qualche cosa di simile avvenga in molti casi in cui si parla di caratteri dominanti.

L'incrocio di una specie a fiori rossi con un'altra a fiori bianchi darà un ibrido a fiori rossi, ma, se si potesse misurare esattamente la tonalità del rosso dell'ibrido con quella del rosso della specie pura, probabilmente troveremmo che essa è intermedia tra i colori delle due specie.

L'incrocio di una specie pelosa con un'altra glabra darà un ibrido con peli. Il carattere peloso sarà dunque dominante, e naturalmente non lo potrà essere l'opposto, ma probabilmente i peli dell'ibrido saranno meno lunghi e meno abbondanti che nella specie originaria.

Premesse queste spiegazioni, tanto per intenderci sul significato preciso che possono avere i vocaboli di dominante e recessivo, di cui faremo uso nelle pagine seguenti, ritorniamo ai due ibridi reciproci delle specie R e S.

Se noi ammettiamo dunque che nè i caratteri *r* della specie R, nè quelli *s* della specie S sieno dominanti cioè che abbiano gli uni e gli altri la stessa potenza, gli ibridi F_1^{rs}, F_1^{sr} saranno intermedî fra le due specie: ma. se ammettiamo che i caratteri *r* ed *s* sieno dominanti, evidentemente tali ibridi, o saranno somiglianti, almeno in apparenza, alla specie R oppure alla specie S.

Ora di ciascuno di questi ibridi reciproci consideriamo i maschi e le femmine.

Data la nostra interpretazione della maturazione delle cellule sessuali e della formazione dei gameti, previa l'addizione biomolecolare, ne seguirà necessariamente che nell'ibrido F_1^{rs} maschio, derivato dal germe ♂ A^r D^s ♀, le biomolecole dei due gameti, dopo di aver subìto quelle trasformazioni chimiche che abbiamo dette caratteristiche della preparazione e della maturazione nel senso maschile, addizionandosi fra di loro, rigenereranno, dopo i due successivi sdoppiamenti della biomolecola risultante dalla loro addizione, 4 biomolecole *quasi* uguali a quelle maschili originarie e perciò 4 gameti *quasi* uguali ad A.

Per la stessa ragione ed in modo analogo nell'ibrido F_1^{rs} femmina derivato da un germe uguale al precedente, ♂ A^r D^s ♀, l'addizione biomolecolare darà per risultato la formazione di gameti *quasi* uguali al gamete femminile originario, cioè a D.

Altrettanto possiamo dire per gli ibridi reciproci F_1^{sr} maschi e femmine, derivati dai germi di costituzione ♂ C^s B^r ♀. I maschi di questi ibridi rigenereranno cioè gameti *quasi* uguali a C e le femmine gameti *quasi* uguali a B.

Diciamo gameti *quasi* uguali e non identici ai primitivi perchè, dato il modo di loro formazione e l'addizione biomolecolare che la precede, questa identità non potrà essere assolutamente perfetta. Di fatto, siccome il nuovo gamete generato dall'ibrido deriva dalle scissioni delle biomolecole risultanti dall'addizione biomolecolare; siccome d'altra parte questa addizione si fa tra le biomolecole della specie R e quelle della specie S, naturalmente e di necessità le biomolecole dei gameti si risentiranno di quest'addizione e quindi porteranno con sè un po' dei caratteri dell'altra specie. Essi cioè non saranno perfettamente puri, ma riterranno qualche cosa dei caratteri dell'altra specie. Non si rigenereranno dunque nel caso nostro dei gameti ♂ A^r, ♀ D^s, ♂ C^s, ♀ B^r, ma gameti ♂ $A^{r(s)}$, ♀ $D^{s(r)}$, ♂ $C^{s(r)}$, ♀ $B^{r(s)}$, cioè i gameti maschili dell'ibrido F_1^{rs} riterranno un po' dei caratteri della specie S, quelli femminili dello stesso ibrido riterranno invece un po' dei caratteri della specie R, e reciprocamente quelli maschili dell'ibrido F_1^{sr} riterranno un po' della R e quelli femminili un po' della specie S.

Questa osservazione è della massima importanza per la nostra interpretazione, perchè essa ci permette di spiegare alcuni fenomeni, dei quali la semplice pretesa separazione dei cromosomi non potrebbè affatto darci ragione.

Riserbandoci di citare fra poco i fatti in quistione ci limiteremo però a far fin d'ora osservare che, se questa pretesa separazione di cromosomi avvenisse realmente, i gameti dovrebbero essere puri, cosa che i fatti suddetti smentiscono assolutamente.

Per intanto stabiliamo questa:

1.ª LEGGE. — Gli ibridi della 1.ª generazione presentano caratteri somatici intermedii, se nessuno dei caratteri dei genitori è dominante: presentano invece caratteri somatici di uno di essi, se i caratteri di questo sono dominanti; in ogni caso i gameti che essi producono non possono mai essere puri.

Ibridi della 2.ª generazione

Quali saranno dunque i prodotti degli ibridi di prima generazione, cioè gli ibridi della seconda generazione?

La risposta è semplice ed evidente. Poichè i gameti degli ibridi di prima generazione sono per F_1^{rs}: ♂ $A^{r(s)}$, ♀ $D^{s(r)}$ e per F_1^{sr}, suo reciproco: ♂ $C^{s(r)}$, ♀ $B^{r\,s)}$ le combinazioni possibili saranno le seguenti:

1.º) ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀ — 2.º) ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀
3.º) ♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀ — 4.º) ♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀

delle quali le due prime derivano dall'unione dei gameti provenienti tutti da ibridi di prima generazione della stessa natura, cioè: da F_1^{rs} e da F_1^{sr} e le altre due invece dall'incrocio di gameti dei due ibridi reciproci di prima generazione.

Dobbiamo dunque in questo caso tener conto di due sorta di ibridi di seconda generazione: gli uni, che chiameremo ibridi di 2.ª generazione unilaterali, che indicheremo con F_2^{u} e che derivano dall'unione dei gameti di una stessa categoria di ibridi di 1.ª generazione; e gli altri che chiameremo ibridi di 2.ª generazione reciproci, che indicheremo con F_2^{i} e che derivano dall'unione di gameti provenienti da ibridi di prima generazione reciproci, cioè dalle due categorie di prima generazione.

Le quattro categorie di ibridi della seconda generazione saranno dunque le seguenti:

1.º) F_2^{u} — ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀
2.º) F_2^{u} — ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀.
3.º) F_2^{i} — ♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀
4.º) F_2^{i} — ♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀

Qui noi dobbiamo anzitutto constatare subito che gli ibridi 3.° e 4.° F_2^i derivano dall'unione di gameti fondamentalmente uguali a quelli delle specie stipiti cioè l'ibrido 3.°) F_2^i da gameti ♂ A^r, B^r ♀ come quelli della specie R e l'ibrido 4.°) F_2^i da gameti ♂ C^s D^s ♀ come quelli della specie S.

Dunque in questo caso *il ritorno alla specie stipiti è evidente, ritorno che però si ha solamente per mezzo dell'incrocio degli ibridi reciproci di prima generazione.*

Tuttavia noi dobbiamo subito far rilevare una differenza fondamentale tra i risultati che si ottengono in base a questa nostra interpretazione e quelli che logicamente si dovrebbero ottenere, se fosse vera la pretesa separazione dei caratteri nei singoli gameti.

Di fatto, se questa separazione esistesse e se non intervenisse nessun altro fenomeno più intimo prima della formazione dei gameti, questi dovrebbero essere puri e quindi, dall'incrocio di questi ibridi, non solo si dovrebbe far ritorno alle specie originarie, ma i prodotti dovrebbero anch'essi essere puri, il che invece non si verifica affatto.

H. de Vries, Castle, Haecker ed altri ancora hanno già rilevato questa impurezza dei gameti senza tuttavia aver saputo darsene una spiegazione soddisfacente. Haecker [1] in questi ultimi tempi ci ha comunicato i risultati degli esperimenti di ibridismo fra axolotl neri e albini che dimostrano chiaramente come questa purezza di gameti, che sarebbe inevitabile con la teoria della separazione dei gameti, non si verifichi affatto.

Sono sorte, è vero, di fronte a questi fatti contradditorî, alcune ipotesi per opera di Morgan, Fick, Tschermak che tentano di spiegare la cosa, facendo supposizioni più o meno fondate e più o meno intelligibili, ma queste ipotesi, oltre che essere semplici ripieghi, hanno anche il difetto di conservare, come principio fondamentale, la supposizione della separazione dei caratteri paterni e materni nei gameti e

(1) Häcker V. — Ueber Axolotlkreuzungen, II Mitth. (Zur Kenntniss des partiellen Albinismus) in: *Verh. deut. zool. Gesells.* zu Stuttgart — Leipzig, 1908, pp. 194-205.

quindi di non ovviare alle altre conseguenze che da questo principio derivano per fil di logica e che sono in contraddizione con alcuni risultati sperimentali, come potremo fra poco dimostrare.

Ci affrettiamo per intanto a far notare, come tale impurità dei gameti degli ibridi, data la nostra interpretazione, è una conseguenza inevitabile del loro modo di formazione, siccome quanto abbiamo dimostrato nelle pagine precedenti, e quindi l'impurità dei prodotti, quale realmente si verifica negli esperimenti, è un fenomeno che viene perfettamente a confermare, quanto noi teoricamente possiamo prevedere con i principî della mia interpretazione.

Di fatto i gameti dell'ibrido 3o) F_2^i non sono in realtà perfettamente identici a quelli della specie pura R, cioè ♂ A^r e ♀ B^r, ma sono ♂ $A^{r(s)}$ e $B^{r(s)}$ cioè contengono una traccia dei caratteri della specie S, traccia che hanno acquistato nell'addizione biomolecolare che ha preceduto e provocato la loro formazione. Per la stessa ragione i gameti dell'ibrido 4o) F_2^i non sono proprio perfettamente identici a quelli della specie S cioè ♂ C^s, ♀ D^s, ma sono, come si è dimostrato, ♂ $C^{s(r)}$ e ♀ $D^{s(r)}$, cioè contengono traccia dei caratteri della specie R.

Si capisce allora di leggieri come gli ibridi derivati dall'unione di questi gameti facciano bensì ritorno alla specie originaria, ma presentino tuttavia traccia dei caratteri dell'altra specie con la quale è avvenuto l'incrocio primitivo, previsione che è per l'appunto confermata esattamente dai risultati sperimentali.

Abbiamo anche visto che, *secondo la nostra interpretazione, il ritorno alle specie stipiti ha luogo solamente quando si incrocino fra di loro i gameti degli ibridi reciproci di 1.ª generazione, e non altrimenti.*

Anche in questo caso l'ipotesi della pretesa separazione dei caratteri nei gameti conduce a conseguenze ben diverse dalle nostre e che sono in contraddizione caon lcuni risultati sperimentali.

Di fatto, se questa separazione fosse vera e reale, il ritorno alle specie originarie dovrebbe essere possibile non

solo nell'incrocio di ibridi reciproci, ma anche in quello di ibridi unilaterali.

I risultati sperimentali invece non confermano sempre questa deduzione logica ed inevitabile ed i sostenitori di quella ipotesi si trovano perciò sconcertati e sono costretti ad ammettere allora una eccezione alla regola, cioè ad ammettere che la separazione dei caratteri in questi casi non abbia luogo.

H. de Vries, alcuni anni or sono, incrociò *Oenothera biennis* ♂ con *Oe. muricata* ♀ evitando l'incrocio reciproco. In questo caso egli ottenne ibridi che presentavano caratteri dell'una o dell'altra delle due specie, ma che nelle generazioni successive si conservarono come tali, presentando oscillazioni più o meno ampie, ma senza mai far ritorno alle specie originarie, cosa che ha stupito e stupisce ancora oggidì il de Vries [1].

Esempi simili sono d'altronde numerosi nel regno vegetale e fors' anche nel regno animale. Ma, mentre essi si trovano in patente contraddizione con l'ipotesi della separazione dei caratteri, sono invece in perfetto accordo con le nostre leggi razionali confermandone l'esattezza. Il che è indizio di una differenza profonda e fondamentale delle due interpretazioni.

Ciò premesso, ritorniamo ai nostri ibridi di seconda generazione ed esaminiamo ancora più minutamente le deduzioni ed i risultati teorici che ricaviamo dai nostri principî.

Nel caso dell'ibrido 3°) F_2^{i} si ottiene il ritorno alla specie R incrociando il maschio dell'ibrido F_1^{rs} con la femmina del recipro F_1^{sr}. Così pure nel caso dell'ibrido 4.°) F_2^{i} si ottiene il ritorno alla specie S incrociando il maschio dell'ibrido F_1^{sr} con la femmina del suo reciproco F_1^{rs}. Questo risultato, come ognun vede, è anch'esso affatto nuovo e finora impreveduto. *Il ritorno cioè alle specie stipiti si fa alla specie che ha funzionato da maschio nel 1.° incrocio, se l'ibrido di 1.ª generazione che si incrocia con l'ibrido suo reci-*

---

(1) Vries (de) H. — Espèces et variétés — Leur naissance par mutation — Paris — F. Alcan — 1909 — p. 163.

proco è un maschio: si fa invece alla *specie che ha funzionato come femmina nel primo incrocio, se l'ibrido di 1.ª generazione, che si incrocia col suo reciproco, è una femmina.*

Facciamo un esempio concreto: l'incrocio: asino ♂ con cavallo ♀ dà il mulo; l'incrocio: cavallo ♂ con asino ♀ dà il bardotto. Ammettendo che questi due ibridi sieno fecondi, cosa che non è, incrociando un mulo ♂ con un bardotto ♀ si dovrebbe ottenere il ritorno alla specie asino; incrociando invece un bardotto ♂ con un mulo ♀ si dovrebbe ottenere il ritorno alla specie cavallo.

Io non so se esistano in proposito risultati sperimentali che confermino o contraddicano questa mia deduzione, ma l'esperimento, almeno da un lato, forse è possibile. Si sa di fatto che il mulo ♂ è infecondo, ma non credo si possa dire altrettanto del mulo ♀. Dato che il bardotto ♂ e che il mulo ♀ sieno fecondi, l'esperimento sarebbe possibile e il prodotto dovrebbe essere un cavallo, per quanto naturalmente impuro, per le ragioni già sopra esposte.

Quanto poi agli ibridi di seconda generazione unilaterali 1.º) F_2^u e 2.º) F_2^u ognuno vede dalla costituzione dei loro germi:

1.º) F_2^u — ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀
2.º) F_2^u — ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀

che essi devono presentare i caratteri misti delle due specie o per lo meno i caratteri che avevano i loro genitori. *In questi ibridi unilaterali adunque il ritorno alle specie stipiti non è possibile e l'ibrido si mantiene più o meno costante.*

Gli esperimenti che si sono fatti finora sull'ibridismo non possono servire a confermare queste nostre deduzioni, perchè non sono stati condotti con quella precisione che la nostra interpretazione esige. Nella massima parte dei casi l'incrocio è stato di fatto ottenuto in qualsivoglia modo, tenendo conto solamente dei risultati complessivi. Si sono lasciati incrociare gli ibridi unilaterali fra loro e con gli ibridi reciproci e se ne sono ottenuti risultati promiscui, cioè in parte ibridi come i loro genitori (e sono, come noi

sappiamo, derivati dall'incrocio degli unilaterali fra loro) e in parte ibridi che ritornavano ad una delle specie originarie (e sono quelli derivati dagli incroci degli ibridi reciproci). Tuttavia il caso già citato dal de Vries e quegli altri che si conoscono delle specie di *Hieracium* ecc. ove si è ottenuta l'autofecondazione degli ibridi (e quindi l'incrocio fra ibridi unilaterali) stanno a dimostrare ad evidenza l'esattezza di questa nostra legge.

Ma, data la nostra interpretazione, è necessario, per verificare le leggi che se ne deducono, procedere negli esperimenti con maggior precisione, tenendo conto, non già dei risultati complessivi, ma di quelli singoli.

Noi abbiamo finora implicitamente supposto che non vi fosse predominanza dei caratteri di nessuna delle due specie. Ma per considerare tutti i casi possibili dobbiamo ora fare questa supposizione e vedere, se si verifica la legge delle proporzioni di Mendel.

Supponiamo dunque che il carattere *r* della specie R sia dominante su quello *s* della specie S. Dati gli ibridi di 2.ª generazione:

1.º) F_2^{u} — ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀
2.º) F_2^{u} — ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀
3.º) F_2^{i} — ♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀
4.º) F_2^{i} — ♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀

ci è facile constatare che: gli ibridi 1.º, 2.º, 3.º presenteranno i caratteri della specie R in prevalenza e uno solo, il 4.º, presenterà invece i caratteri della specie S, sebbene impuri, cioè con una traccia dei caratteri di R; ma noteremo ancora che, dei 3 primi ibridi, il 3º presenterà i caratteri della specie R più spiccati che gli altri due.

Se invece noi supponiamo che R sia recessivo e S dominante, gli ibridi 1.º, 2.º e 4.º presenteranno i caratteri della specie S, ed il 4.º con maggior intensità degli altri due: l'ibrido 3.º invece avrà i caratteri della specie R, sebbene impuri.

Notiamo inoltre che questi due casi opposti possono verificarsi contemporaneamente. Possiamo cioè supporre che

in una specie, il carattere sia dominante per esempio nel colore dei fiori e nell' altra il carattere *s* sia dominante nella forma delle foglie. In tal caso la proporzione suddetta si verificherà ugualmente; cioè si osserveranno: 3 : 1 col carattere *r*; 3 : 1 col carattere *s*, e più propriamente: gli ibridi 1.° e 2.° presenteranno in parti uguali i caratteri *r* e *s*, l'ibrido 3.° presenterà solo il carattere *r* o appena accennato quello *s*; l'ibrido 4.° invece presenterà solo il carattere *s* o appena accennato quello *r*.

Come si vede adunque, sì nell'un caso come nell'altro, la proporzione degli ibridi con carattere dominante è di 3 : 1, o, in altre parole, si verifica la ben nota legge di Mendel.

Gioverà tuttavia a questo proposito far alcune considerazioni di capitale importanza.

La legge delle proporzioni di Mendel si dovrebbe verificare, nel caso nostro, solo quando si incrocino fra di loro gli ibridi reciproci e gli ibridi unilaterali, in tutte le combinazioni possibili. Invece, nella realtà dei fatti osservati, essa si verifica anche quando si incrocino i soli ibridi unilaterali. Vi è dunque una differenza fondamentale tra le previsioni dedotte dalla mia interpretazione ed i risultati sperimentali.

Che dobbiamo dedurne? Quale delle due interpretazioni è erronea?

Poichè i fatti sperimentali stanno visibilmente contro la mia interpretazione e in favore di quella di Mendel, parrebbe che non si debba essere titubanti nella risposta. Tuttavia è d'uopo por mente ad alcune considerazioni.

Ciò che c'è di vero nella legge di Mendel si è appunto la proporzione numerica tra i prodotti con carattere dominante e quelli con carattere recessivo. Tutto il resto, cioè la separazione dei caratteri e quindi, la separazione dei cromosomi quale oggidì si intende, è una semplice ipotesi, una supposizione cioè fatta con lo scopo di spiegare la cosa.

Ora in favore di questa ipotesi sta il solo fatto della proporzione numerica, e ancora questa non si verifica che nell'unico caso in cui si tratti di un carattere dominante e di uno recessivo.

Contro all'ipotesi stanno invece due altri fatti che mi paiono di importanza capitale e sono: 1.º) l'impurità dei gameti, oramai constatata in molti casi: 2.º) la conservazione degli ibridi in tutti quegli altri casi in cui l'incrocio ha luogo solamente tra gli ibridi unilaterali e in cui non si abbia un carattere dominante di fronte ad uno recessivo.

Di fatto, se la pretesa separazione semplice dei gameti esistesse realmente, perchè, incrociando gli ibridi unilaterali i prodotti di questi non farebbero per metà ritorno alle specie stipiti? Ciò dovrebbe essere inevitabile, ma ciò invece non si osserva, come ognuno sa. In secondo luogo, perchè il ritorno a queste specie non si farebbe completo? Se quella semplice separazione esistesse, i gameti dovrebbero essere puri ed i prodotti dovrebbero perciò anch'essi essere di razza pura.

Per rispondere a queste obbiezioni si suppone che, solamente nel caso della dominanza di un carattere, esista la separazione dei caratteri nei gameti e non negli altri casi. Tale fenomeno non si verificherebbe dunque che in un caso singolo e non in tutti gli altri più numerosi che si conoscono. La separazione dei caratteri e quindi dei cromosomi sarebbe dunque una eccezione, non una legge. Ora io mi domando se si può ammettere seriamente una simile cosa.

La natura evidentemente non ammette eccezioni. Quando un'eccezione si presenta ad una legge generale, ciò vuol dire, senza alcun dubbio, che questa legge è stata da noi male formulata. Si deve dunque correggere questa, se è possibile, piuttosto che addivenire alla supposizione di una eccezione che la natura farebbe, concetto questo assolutamente contrario ad ogni principio veramente scientifico.

Mi si potrà obbiettare che molte sono le eccezioni che si verificano anche nelle leggi fisiche e chimiche generalmente accolte. Ma anche in questo caso risponderò, senza tema di errare, che queste pretese eccezioni non devono realmente esistere e che non sono altro che una manifestazione della nostra imperfezione nel formulare tale leggi, imperfezione che risulta quasi sempre dall'essere le leggi suddette puramente empiriche, e quindi un semplice riassunto com-

plessivo dei risultati nostri sperimentali e non già, come dovrebbero essere le vere leggi, le conseguenze logiche e razionali di principî fondamentali.

Ora, nel caso nostro, il verificarsi della legge di Mendel, solamente quando si tratti della dominanza di un carattere e non in altre occasioni, ci fa giustamente sorgere il dubbio che, non già alla separazione dei cromosomi sia dovuto questo fatto, ma a qualche altra causa in intima connessione con la dominanza di un carattere, e con gli effetti apparenti che ne possano derivare.

Supponiamo di fatto che nessuno dei caratteri sia dominante, e dall'incrocio degli ibridi unilaterali si ottengano per esempio 100 individui. In questo caso noi sappiamo che trattandosi di ibridi di 2.ª generazione i caratteri loro oscillano verso l'una o l'altra delle specie stipiti più che in quelli di 1.ª generazione. Noi possiamo dunque dividerli in due categorie di 50 individui caduna, fra i quali troveremo individui che si avvicineranno molto alla specie stipite R e altri molto alla specie stipite S ed altri ancora che avranno caratteri intermedî, con tutte le gradazioni possibili dagli uni agli altri.

Chiamando *r* ed *s* questi caratteri noi possiamo schematicamente rappresentare la cosa in questo modo: R — I^{rs} .. ... I^{rs} ..... I^{rs} ..... I^{rs} — S supponendo cioè che, pur essendo questi ibridi teoricamente uguali, il che non può essere, presentino praticamente differenze individuali, e quindi I^{rs} rappresenti i 25 più vicini alla specie R, I^{rs} i 25 più vicini all'altra specie stipite S ed i due intermedî I^{rs}, I^{rs}, sieno i 50 intermedî.

Le cose adunque starebbero in questi termini, se i caratteri fossero equipollenti. Ma, se noi supponiamo invece che il carattere R sia dominante, ecco che in tal caso i 50 che erano intermedî passeranno invece nella categoria di quelli più affini alla specie R, e questo per la sola ragione che il carattere *r* soffocherà il carattere *s* e quindi i 50 intermedî, pur essendo sempre tali in realtà, non lo appariranno più a noi nel loro aspetto, e quindi noi conteremo complessivamente $^3/_4$ di ibridi col carattere *r* e $^1/_4$ solo col carattere *s*.

Si tratterebbe, come si vede, non già di un fatto reale

come generalmente si crede oggidì, ma di una semplice apparenza ingannevole dovuta a ciò, che la dominanza di un carattere maschera il vero aspetto degli ibridi e li fa convergere verso la specie dominante.

I Biologi potranno vagliare se questa mia spiegazione del fenomeno regga alla critica e dia ragione dei fatti. Intanto noi possiamo dedurre le seguenti leggi, che sono, come si potrà vedere, di una precisione matematica e quindi permettono di essere verificate con la massima esattezza:

2.ª LEGGE. — Se i caratteri della specie sono equivalenti, cioè, se nessuno di essi è dominante, l'incrocio di ibridi della 1.ª generazione unilaterali, cioè derivati nello stesso senso dalle specie stipiti, darà prodotti press'a poco uguali a quelli della 1.ª generazione. Gli ibridi perciò si conservano.

Se poi i caratteri di una delle specie sono dominanti, gli ibridi della 2.ª generazione derivanti da incrocio degli unilaterali presenteranno, sebbene impuri, i caratteri di questa, perciò si manterranno, anche in questo caso, press'a poco uguali a quelli di 1.ª generazione. Anche in questo caso adunque gli ibridi si conservano, mantenendosi quasi costanti.

3.ª LEGGE. — Se si incrociano fra di loro ibridi di 1.ª generazione reciproci, cioè derivati dalle specie stipiti in senso incrociato, si otterranno prodotti che faranno ritorno ad una delle specie stipiti, sebbene non perfettamente puri, ma con lievi traccie dell'altra specie. Gli ibridi, in questo solo caso, non si conservano.

4.ª LEGGE. — Il ritorno alle specie stipiti si fa a quella che nel primo incrocio ha funzionato come maschio, se l'ibrido derivato da questo incrocio che si unisce con l'ibrido suo reciproco è un maschio: si fa invece a quella che ha funzionato come femmina, se l'ibrido che ne è derivato e che si incrocia col suo reciproco è una femmina.

5.ª LEGGE. — Se nessuno dei caratteri delle specie stipiti è dominante, i prodotti di tutti gli incroci possibili degli ibridi di 1.ª generazione saranno per metà intermedii fra le due specie: dell'altra metà, un quarto avrà fatto ritorno ad una e l'altro quarto all'altra delle specie stipiti.

6.ª LEGGE. — Se i caratteri di una delle specie sono dominanti, i prodotti di tutti gli incroci possibili degli ibridi di 1.ª generazione saranno per 3/4 somiglianti alla specie a carattere dominante e per 1/4 invece alla specie a carattere recessivo. Si verifica dunque la legge di Mendel. Ma 1/4 dei primi 3/4 presenterà i caratteri della specie dominante con maggiore intensità degli altri 2/4 e quelli che avranno fatto ritorno alla specie stipite a carattere recessivo non saranno puri, ma presenteranno traccie dei caratteri dominanti dell'altra specie.

Ibridi della 3.ª generazione

Abbiamo visto che degli ibridi della seconda generazione metà fanno ritorno alle specie stipiti, e sono i prodotti degli incroci di ibridi reciproci, e metà invece si conservano. Sarà dunque inutile occuparci ancora dei primi e considereremo quindi solamente i secondi, cioè gli unilaterali:

1.°) F_2^{u} — ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀
2.°) F_2^{u} — ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀

Ognuno di questi potrà, nel modo che abbiamo descritto e sempre mediante l'addizione biomolecolare, produrre gameti maschili e gameti femminili. I gameti maschili del 1.°) F_2^{u} avranno dunque questa costituzione ♂ $A^{r(s)(s)}$ e quelli femminili ♀ $D^{s(r)(r)}$; e così quelli maschili di 2.°) F_2^{u} saranno ♂ $C^{s(r)(r)}$ e quelli femminili ♀ $B^{r(s)(s)}$ e quindi, se vogliamo esprimerci con maggiore semplicità, trascurando quella traccia dei caratteri dell'altra specie che nell'addizione biomolecolare si trasmette loro, li possiamo rappresentare con: ♂ $A^{r(s)}$; ♀ $D^{s(r)}$; ♂ $C^{s(r)}$; ♀ $B^{r(s)}$.

Il che possiamo schematicamente rappresentare nel modo seguente:

	1.º) F_2^{u}	2.º) F_2^{u}
Germe:	♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀	♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀
Ibrido di 2.ª gener.:	♂ ♀	♂ ♀
Gameti:	♂ $A^{r(s)}$ — ♀ $D^{s(r)}$	♂ $C^{s(r)}$ — ♀ $B^{r(s)}$

Come si vede, ci troviamo nel caso analogo a quello degli ibridi di 2.ª generazione, per cui è evidente che si arrivi alle stesse conclusioni.

Di fatto, se i gameti dell'ibrido unilaterale 1.º si uniscono fra di loro si avrà un germe ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀; così, se si uniscono fra loro i gameti dell'altro ibrido unilaterale 2.º si avrà un germe ♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀ e quindi si otterranno due ibridi di 3.ª generazione che poco più, poco meno, saranno simili a quelli unilaterali della 2.ª generazione; se invece si uniscono insieme i gameti dei due ibridi unilaterali che, anche in questo caso, sono, l'uno per rispetto all'altro, reciproci, si otterranno i due germi: ♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀; ♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀, cioè in questo caso gli ibridi della 3.ª generazione faranno ritorno alle specie stipiti.

Risulta pure chiaro d'altra parte che, se volessimo considerare anche gli ibridi della 4.ª, della 5.ª, ... della n^{ma} generazione, i risultati sarebbero sempre gli stessi, come pure è chiaro che, ammesso che uno dei caratteri delle specie stipiti sia dominante, la legge delle proporzioni di Mendel si verificherà anche in tutte queste generazioni.

Noi possiamo perciò, generalizzando, stabilire le seguenti:

7.ª LEGGE. — Qualunque sia la generazione degli ibridi che si voglia considerare, si verificherà sempre questo fatto: se gli ibridi unilaterali si incrociano fra di loro, gli ibridi che ne deriveranno si conserveranno, oscillando più o meno tra le due specie stipiti; se invece gli ibridi unilaterali si incrociano con gli altri unilaterali loro reciproci, i loro prodotti faranno ritorno ad una delle specie stipiti, seguendo le norme stabilite dalla legge 4.ª.

8.ª LEGGE. — In qualsiasi generazione di ibridi, se questi sono tutti fecondi, gli incroci, secondo ogni combinazione possibile, daranno sempre come risultato che metà dei prodotti faranno ritorno ad una delle due specie stipiti e l'altra metà si conserveranno come ibridi, con variazioni dei loro caratteri più o meno oscillanti.

9.ª LEGGE. — La legge 6.ª degli ibridi della 2.ª generazione si verifica anche per quelli delle generazioni successive, se esistono le condizioni che abbiamo supposto necessarie in tale caso.

*
* *

Tutte le deduzioni che abbiamo finora esposte possono essere semplicemente riassunte nello schema seguente, che avrà il vantaggio di presentarci in un colpo d'occhio e il modo di interpretare le cose ed i risultati che ne derivano.

Specie: R S

Caratteri somatici: r s

Gameti maschili: ♂ A^r ♂ C^s

Gameti femminili: ♀ B^r ♀ D^s

Germi degli ibridi: ♂ A^r D^s ♀ ♂ C^s B^r ♀

Ibridi di 1a generazione: F_1^{rs} F_1^{sr}

Gameti di 1.a generazione: ♂ $A^{r(s)}$ - ♀ $D^{s(r)}$ ♂ $C^{s(r)}$ - ♀ $B^{r(s)}$

	Ibridi unilaterali		Ibridi reciproci	
Germi di 2.a generazione:	♂ $A^{r,s)}$ $D^{s(r)}$ ♀	♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀	♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀	♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀
Ibridi di 2.a generazione:	1°) F_2^u	2°) F_2^u	3°) F_2^i Ritorno alla specie R	4°) F_2^i Ritorno alla specie S
Gameti di 2.a generazione:	♂ $A^{r(s)}$ - ♀ $D^{s(r)}$	♂ $C^{s(r)}$ - ♀ $B^{r(s)}$		

	Ibridi unilaterali		Ibridi unilaterali reciproci	
Germi di 3.a generazione:	♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀	♂ $C^{s(r)}$ $B^{r(s)}$ ♀	♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀	♂ $C^{s(r)}$ $D^{s(r)}$ ♀
Ibridi di 3.a generazione:			Ritorno alla specie R	Ritorno alla specie S
Gameti di 3.a generazione:	♂ $A^{r(s)}$ - ♀ $D^{s(r)}$	♂ $C^{s(r)}$ - ♀ $B^{r(s)}$		

Ibridismo unilaterale

Abbiamo, nelle precedenti considerazioni, supposto il caso più completo che si possa immaginare. Ci rimangono ora a considerare altri casi in cui manchino alcune delle condizioni finora supposte.

Supponiamo, per esempio, che l'incrocio fra le due specie stipiti non sia reciproco, cioè che sia possibile l'incrocio tra il maschio dell'uno e la femmina dell' altro, ma che non possa aver luogo l' incrocio reciproco, o, per lo meno, il che per noi torna lo stesso, che, se anche qeusto secondo incrocio è possibile, non dia un prodotto facendo. Noi otterremo allora un ibrido unilaterale e mancherà il suo reciproco corrispondente. Le conseguenze sono in tal caso ben evidenti.

Siccome il ritorno alle specie stipite non ha luogo, se non quando gli ibridi reciproci si incrociano, mancando in questo caso il reciproco, il ritorno alla specie non sarà possibile. L'ibrido ottenuto si conserverà dunque nelle generazioni successive con oscillazioni verso l'una o l'altra delle specie stipiti.

Casi simili, che confermano pienamente la nostra deduzione e che sono invece inesplicabili con la pretesa separazione dei caratteri dei gameti, ci sono dati dai già citati ibridi unilaterali ottenuti da de Vries tra *Oenothera biennis* ♂ e *Oe. muricata* ♀ e da altri ibridi unilaterali ottenuti in modo analogo.

In questo caso lo schema precedente si riduce al seguente:

Specie: R S
Caratteri somatici: r s
Gameti maschili: ♂ A^r ♂ $(\,)^s$
Gameti femminili: ♀ B^r ♀ D^s
Germe dell'ibrido: ♂ A^r D^s ♀

Ibrido di 1.ª generaz.: ♂→ ♀

Gameti di 1.ª generaz.: ♂ $A^{r(s)}$ ♀ $D^{s(r)}$
Germi degli ibridi: ♂ $A^{r(s)}$ $D^{s(r)}$ ♀

Dal che possiamo dedurre la seguente:

10.ª LEGGE. — Se tra due specie stipiti non si ottengono che ibridi unilaterali fecondi, gli ibridi incrociandosi si manterranno più o meno costanti e non sarà possibile il ritorno a nessuna delle specie stipiti.

Ibridismo reciproco incompleto

Facciamo ora la supposizione che dalle due specie si ottengano bensì ibridi reciproci, ma che l'uno non dia che maschi fecondi e l'altro non dia che femmine feconde.

È evidente che in tal caso l'incrocio non si potrà fare che tra gli ibridi reciproci e quindi si otterrà il ritorno inevitabile ad una delle specie stipiti, seguendo le norme stabilite nella legge 4.ª.

Il che può rappresentarsi nello schema seguente:

Specie:	R	S
Caratteri somatici:	r	s
Gameti maschili:	♂ A^r	♂ C^s
Gameti femminili:	♀ B^r	♀ D^s
Germe degli ibridi:	♂ A^r D^s ♀	♂ C^s B^r ♀
Ibrido di 1.ª generaz.:	♂	♀
Gameti di 1.ª generaz.:	♂ $A^{r(s)}$	$B^{r(s)}$ ♀
Ibridi di 2.ª generaz.:	♂ $A^{r(s)}$ $B^{r(s)}$ ♀	

11.ª LEGGE. — Se gli ibridi reciproci di due specie non sono fecondi che gli uni nel senso maschile e gli altri nel senso femminile, il loro incrocio produrrà inevitabilmente il ritorno ad una delle specie stipiti, secondo le norme della legge 4.ª e, ben inteso, con prodotti non perfettamente puri.

Appartiene io credo a questa categoria il già citato caso di ibridismo delle Drosere, studiato da Rosenberg. Di fatto, se *Drosera rotundifolia* ha 10 cromosomi nei suoi gameti e *D. longifolia* ne ha 20, i germi che deriveranno

dall'incrocio reciproco di queste due specie avranno l'uno ♂ 10+20 ♀ e l'altro ♂ 20+10 ♀, a seconda che sarà il gamete maschile di *D. rotundifolia* che si unirà al gamete femminile di *D. longifolia* o viceversa. È evidente allora che nel primo ibrido i 10 cromosomi maschili di *D. rotundifolia* che hanno i loro corrispondenti, con cui è possibile l'addizione biomolecolare, potranno rigenerarsi, ma ciò non sarà invece possibile per i 20 cromosomi femminili, perchè 10 di questi sono senza loro corrispondenti e quindi non possono dar luogo all'addizione biomolecolare, indispensabile per la loro rigenerazione. Questo ibrido dunque non sarà fecondo che nel senso maschile. Nel secondo ibrido invece i 10 cromosomi femminili potranno rigenerarsi, ma non i 20 maschili. Quindi questo ibrido non sarà fecondo che nel senso femminile, e produrrà gameti con 10 cromosomi. È evidente allora che l'incrocio di questi ibridi, i cui gameti maschili e femminili hanno 10 soli cromosomi caratteristici di *D. rotundifolia,* produrrà il ritorno a questa specie.

Non risulta però dal lavoro del Rosenberg, se questo incrocio con relativo risultato ora previsto sia stato osservato.

Incroci tra gli ibridi e le specie stipiti

La nostra interpretazione della formazione dei gameti e lo schema generale presentato nelle pagine precedenti ci permettono anche di prevedere quali risultati si otterranno dall'incrocio degli ibridi con una o l'altra delle specie stipiti.

Se un gamete maschile dell'ibrido di prima generazione F_1^{rs} cioè: ♂ $A^{r(s)}$ si unisce col gamete femminile delle specie R, cioè con ♀ B^r si otterrà un germe: ♂ $A^{r(s)}$ B^r ♀ e quindi l'ibrido ritornerà alla specie R, sebbene impuro; se invece lo stesso gamete ♂ $A^{r(s)}$ si unisce col gamete femminile della specie S, si otterrà il germe ♂ $A^{r(s)}$ D^s ♀ cioè un ibrido press' a poco uguale a quello che si otterrebbe coll'incrocio degli ibridi unilaterali di prima generazione, ma con maggior tendenza verso la specie S.

In modo analogo e per le stesse ragioni è evidente che, se l'incrocio avviene tra i gameti femminili dello stesso ibrido

e le specie stipiti e così pure tra quelli dell'ibrido reciproco e delle specie stipiti si possono ottenere le seguenti combinazioni:

1.°) ♂ $A^{r(s)}$ B^{r} ♀ — 2.°) ♂ $C^{s(r)}$ D^{s} ♀
3.°) ♂ A^{r} $B^{r(s)}$ ♀ — 4.°) ♂ C^{s} $D^{s(r)}$ ♀
5.°) ♂ $A^{r(s)}$ D^{s} ♀ — 6.°) ♂ $C^{s(r)}$ B^{r} ♀
7.°) ♂ A^{r} $D^{s(r)}$ ♀ — 8.°) ♂ C^{s} $B^{r(s)}$ ♀

Nei primi quattro casi, come si vede chiaramente, si avrebbe il ritorno alle specie stipiti, negli altri quattro invece la conservazione dell'ibrido, con caratteri tendenti verso la specie con cui è avvenuto l'incrocio, più di quanto si verificherebbe nell'incrocio di ibridi unilaterali.

Se poi noi vogliamo osservare in quale caso questi prodotti si conservano come ibridi, in quale altro ritornano alle specie e, quando questo avviene, a quale specie stipite si fa ritorno, ci è facile vedere che:

12.ª LEGGE. — Se si incrocia un ibrido maschio con la specie stipite che nella sua produzione ha funzionato come femmina, oppure un ibrido femmina con la specie che nella sua produzione ha funzionato come maschio, l'ibridismo si conserva; se invece si incrocia un ibrido maschio, con la specie che nella sua produzione ha funzionato come maschio, oppure, reciprocamente, un ibrido femmina con la specie che nella sua produzione ha funzionato come femmina, si ha il ritorno ad una delle specie stipiti.

13.ª LEGGE. — Il ritorno alle specie stipiti si fa a quella che ha funzionato come maschio nella produzione degli ibridi, se i maschi di questi ibridi si incrociano con le femmine di questa specie; oppure si fa a quella che ha funzionato come femmina, se le femmine degli ibridi si incrociano coi maschi di questa specie.

E, come corollari di queste leggi e dei casi precedentemente studiati, possiamo dedurre queste altre, di cui ognuno può facilmente darsi ragione.

14.ª LEGGE. — Quando tra due specie l'incrocio reciproco non sia possibile o non dia ibridi fecondi, se i gameti maschili

degli ibridi ottenuti si uniranno ai gameti femminili della specie che ha funzionato come maschio nella loro produzione si avrà il ritorno dei prodotti a questa specie stipite, e, se si uniranno ai gameti femminili della specie che ha funzionato come femmina, l'ibrido si conserverà; se invece i gameti femminili dell'ibrido si uniranno a quelli maschili della specie che ha funzionato come femmina nella sua produzione, avrà luogo il ritorno a questa specie stipite e si conserverà per contro l'ibrido, se questi gameti femminili si uniranno a quelli maschili della specie che funzionò come maschio nella sua produzione.

15.ª LEGGE. — Se gli ibridi reciproci di due specie non sono fecondi che in un senso, l'incrocio dei loro gameti con quelli delle specie stipiti seguirà le norme stabilite dalla legge 12.ª.

Rientra, io credo, nella categoria degli ibridi considerati in quest'ultima legge l'ibridismo di *Aegylops speltaeformis*.

L'ibrido di *Triticum vulgare* e di *Aegylops ovata* è conosciuto con il nome di *Aegylops triticoides*, ma non mi risulta, se, nella sua produzione, *Triticum vulgare* funziona come maschio o come femmina. Ora l'ibrido *Aegylops triticoides* non è fecondo che nel senso femminile e fecondato dai granuli pollinici di una delle specie stipiti, cioè di *Triticum vulgare*, dà un ibrido, *Aegylops speltaeformis* che si conserva perchè è fecondo e perchè, mancando del suo reciproco, non è possibile, come dimostrammo, il ritorno alla specie stipite. Stando alla nostra interpretazione noi possiamo concludere che, nella produzione degli ibridi *Aegylops triticoides*, la specie, *Triticum vulgare*, ha funzionato come maschio, oppure, per meglio dire, che degli ibridi *Aegylops triticoides* quelli che, fecondati dal polline di *Triticum vulgare*, dànno *Aegylops speltaeformis* sono derivati dagli incroci nei quali *Triticum vulgare* ha funzionato come maschio.

*
* *

Io credo di avere in questa breve nota considerato tutti i casi possibili di ibridismo e espresso chiaramente e con precisione rigorosa le leggi razionali che li governano, secondo i principî con i quali io interpreto la riproduzione

la fecondazione e la formazione dei gameti. Se altri casi potranno per avventura presentarsi in natura, non sarà difficile a qualsiasi Biologo determinare preventivamente quali risultati dovranno scaturirne, servendosi di questi principî e degli schemi che accompagnano questo mio lavoro.

Gli esperimenti diranno poi se, e fino a qual punto, i risultati reali coincideranno con quelli teorici da noi preveduti.

Cagliari, ottobre 1908.

CAGLIARI

PREMIATA TIPOGRAFIA PIETRO VALDÈS

1908